



Universidad Autónoma de Baja California

Facultad de Ciencias

**“Comparación fenotípica-ontogenética de *Dipetalogaster maxima* en tres
regiones de su distribución geográfica”**

Proyecto de Tesis de

Jesús Haran Peiro Nuño

como requisito parcial para obtener el Título

Profesional de

Biólogo.

Director de Tesis Dr. Rafael Bello Bedoy

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS

Ensenada, B.C. a 12 de agosto de 2019

P. BIOL. Jesús Haran Peiro Nuño

Presente.-

Por este medio comunicamos a usted que después de haber leído detenidamente el trabajo que presenta como Tesis Profesional bajo el Título: "Comparación fenotípica-ontogenética de *Dipetalogaster maxima* en tres regiones de su distribución geográfica".

Consideramos que reúne los requisitos para aprobar la parte escrita de su Examen Profesional.

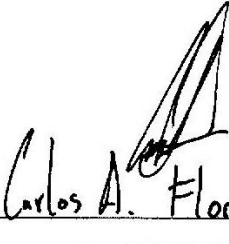
A T E N T A M E N T E


Rafael Bello Bedoy

PRESIDENTE


fernando campos G.

SECRETARIO


Carlos A. Flores López

1er. VOCAL

DEDICATORIA

Siempre se nos dice que en esta vida hagamos lo que más nos guste, lo que más nos apasione, pero es más fácil decirlo que hacerlo. Por eso quiero dedicar esta tesis a mi madre Claudia Nuño y a mi padre Jesús Peiro, quienes me han apoyado tanto como han podido y más, de todas las maneras posibles en todos y cada uno de mis proyectos de vida.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por su incondicional amor y apoyo.

A mi director de tesis y amigo, el Dr. Rafael Bello Bedoy, quien me tuvo tanta paciencia, quien me enseñó e impulsó tanto de principio a fin durante este trabajo de tesis.

Al Dr. Alex Córdoba por su ayuda en la interpretación biológica.

Al Dr. Carlos Flores, quien me abrió las puertas para trabajar y colaborar en este proyecto; y por su valiosa retroalimentación durante el proceso de revisión del manuscrito.

A CONACYT Fondo Infraestructura INFR-2014-01-226239, Problemas Nacionales 2015-01-547 y a la beca interna UABC “Caracterización de las cepas del patógeno humano *Trypanosoma cruzi* en la Península de Baja California”, por financiar el proyecto del cual emana mi tesis.

A Carlos Palacios por instruirme y compartirme todo su conocimiento sobre *Dipetalogaster maxima*.

A mi hermana Pamela Peiro, por ser la carnada en el primer intento de recolecta que hice en campo.

Al Dr. Aldo Guevara, Al Dr. Guillermo Romero, Arturo Terán y a Alejandro Romero, por su camaradería y apoyo imprescindible durante las recolectas de campo.

Al Dr. Ernesto Campos, quién revisó detalladamente cada aspecto de esta tesis y me dio retroalimentación muy valiosa, de la cual aprendí mucho.

A la Dr. María del Refugio González, cuyas enseñanzas sobre estadística fueron clave para concretar este proyecto de tesis.

A la Universidad Autónoma de Baja California y todos los profesores quienes contribuyeron en mi formación profesional como biólogo.

Al Dr. Leonardo de la Rosa, quien me instruyó las bases del manejo de bases datos y me ayudó en la realización del mapa de colectas que aparece en esta tesis.

A mi gran amigo “Carlitos” Carlos Gonzales, quien desempeño el papel de asistente fotográfico y me instruyó las bases en el uso de programas de edición digital de imágenes, dando como resultado algunas de las figuras que parecen en esta tesis.

A mi buena Amiga la Daniela Núñez, quien revisó en varias ocasiones los manuscritos de esta tesis.

A Carlo González por instruirme en el uso del equipo de medición.

RESUMEN.

Dipetalogaster maxima es un insecto triatomino, endémico de la región del cabo de Baja California Sur. Este se encuentra naturalmente infectado por el parásito *Trypanosoma cruzi*, causante de la enfermedad de Chagas en humanos. En esta tesis se abordaron por primera vez aspectos morfométricos de esta especie, comparando su morfología en 3 regiones de su distribución geográfica así como a través de la ontogenia. En este estudio se recolectaron 320 individuos de *D. maxima* de todos los estadios. Se tomaron mediciones de 11 caracteres corporales diferentes, con las cuales se realizó una comparación morfológica entre las regiones, utilizando una prueba no paramétrica basada en rangos de Kruskal-Wallis. Para la alometría ontogenética se utilizó la regresión lineal del tipo II de eje mayor. Se encontró variación significativa entre las tres regiones por estadio solo en 10 pruebas de 66 (11 caracteres x 6 estadios de desarrollo = 66 pruebas). En la alometría se encontró que la mayoría los caracteres crecen de manera hipoalométrica ($\beta < 1$), sin embargo dos de ellos (ancho y largo del pronoto) son ligeramente hiperalométricos ($\beta > 1$). Los diferentes patrones de crecimiento podrían estar relacionados con la morfofunción de los diferentes caracteres en distintas etapas del desarrollo.

Palabras clave: Alometría, Baja California Sur, fenotipo, ontogenia, plasticidad fenotípica, reduviidae, triatomino, *Trypanosoma cruzi*.

INTRODUCCIÓN

Las especies pueden estar compuestas de poblaciones que ocurren en diferentes regiones a lo largo del área de su distribución. La diferenciación fenotípica es común dentro y entre las poblaciones de la misma especie (Futuyma, 2006). La diferenciación fenotípica entre poblaciones se puede explicar por la variación de la genética local. Una fracción importante del fenotipo de la población es determinado por la constitución genética (i.e., genoma) de la metapoblación. El aislamiento generado por la distancia (i. e., aislamiento geográfico) reduce el flujo genético entre poblaciones (Slatkin, 1987), favoreciendo la diferenciación geográfica de caracteres fenotípicos que evolucionan en la metapoblación (Fox *et al.*, 2001; Whitman, 2009; Fusco y Minelli, 2010).

El ambiente puede influir en la variación fenotípica si actúa como un factor selectivo (Pigliucci, *et al.*, 2006). Por ejemplo, la variación en la disponibilidad de recursos alimenticios puede determinar la velocidad de crecimiento y la talla que pueden alcanzar los individuos (Sterns y Emlen, 1999). A su vez, la diferencia en la tasa de crecimiento o en el tamaño a la edad reproductiva puede afectar la adecuación biológica (Sterns y Emlen, 1999). Por ejemplo, la disponibilidad de presas para insectos hematófagos silvestres varía en espacio y tiempo, resultando en animales que alcanzan la madurez a diferentes tallas y en diferente tiempo (Miyashita, 1968; Nickell y Bromage, 1998). De esta forma, condiciones ambientales bióticas y abióticas en diferentes regiones pueden favorecer la evolución de diferentes fenotipos y estrategias de desarrollo.

La variación que resulta de la interacción entre los genes y el efecto ambiental es conocida como plasticidad fenotípica (Schlichting, 1986; Pigliucci *et al.*, 2006). Este proceso está determinado por la interacción entre la fisiología del organismo y su capacidad de respuesta a la variación ambiental (Pigliucci *et al.*, 2006). Debido a que la plasticidad es una respuesta adaptativa, se espera que esta esté relacionada con la adecuación (i. e., fitness w ; Darwin, 1859; Núñez-Farfán y Eguiarte, 1999). En ausencia de un cambio en un rasgo fenotípico se sugiere que no hay plasticidad, sin embargo es posible que esto sea particular a un genotipo o que la expresión de la plasticidad este siendo limitada por otros factores (Pigliucci, 2001, en Fox *et al.*, 2001).

Variación ontogenética

La variación durante la ontogenia es otra fuente de variación fenotípica en los organismos. La ontogenia es definida como los procesos de desarrollo, formación y crecimiento de los seres vivos. Esta puede estudiarse a través de los caracteres morfológicos, determinando la presencia, forma y tamaño de los organismos (Watanabe, 2012). Debido a que no todos los caracteres crecen igual durante el desarrollo, el estudio de la variación ontogenética ayuda a entender si las diferencias morfológicas en los estadios adultos son resultado de la variación durante el desarrollo (Bello-Bedoy *et al.*, 2019). En insectos hemimetábolos existen varios estadios ninfales a lo largo del desarrollo (Goncalves *et al.*, 2015), lo que permite estudiar sus variaciones morfológicas dentro y entre cada estadio ninfal (Fairbairn, 1997; Shingleton *et al.*, 2007). Por ello los insectos hemimetábolos son un modelo ideal para el estudio de la variación ontogenética.

Variación alométrica

La alometría se refiere a los cambios asociados al tamaño de los caracteres morfológicos (Huxley y Teissier, 1936; Klingenberg, 2016). La alometría permite determinar la heterogeneidad de crecimiento de los diferentes rasgos de los organismos (Emlen, 1997; Tatzuda *et al.*, 2001). La alometría ontogenética se utilizan individuos de una misma especie pero en diferentes edades o etapas de desarrollo (Stern y Emlen, 1999). Este tipo de estudios, además de ofrecer información sobre el crecimiento, también permite entender los factores que influyen sobre el desarrollo de un organismo y hacer inferencias funcionales y adaptativas de dichos rasgos (West-Eberhard, 2003). Por ejemplo, aquellos rasgos relacionados con los hábitos de alimentación o el hábitat pueden influenciar las alometrías (Fernández *et al.*, 2005). De forma similar, se considera que los caracteres fenotípicos que se encuentran bajo selección sexual o selección natural tendrán un crecimiento relativo mayor que aquellos rasgos que no tienen alguna función relacionada con la adecuación (Kodric-Brown *et al.*, 2006; Bonduriansky, 2007).

La variación alométrica entre poblaciones de la misma especie se ha estudiado poco, a pesar de la relevancia ecológica y evolutiva. Es particularmente relevante, porque la diferencias ambientales entre poblaciones, puede influir de forma diferente sobre el desarrollo, resultando en variación alométrica (Emlen *et al.*, 1997). Entre otros, los factores del ambiente abiótico y biótico como la temperatura y/o humedad o el tipo y cantidad de alimento, respectivamente, pueden condicionar las proporciones alométricas, y así el fenotipo de los organismos. La implicación evolutiva es que la variación puede determinar la diversificación adaptativa si se favorecen diferentes trayectorias en regiones diferentes (Dujardin *et al.*, 1999; Dujardin, 2009).

PLANTEAMIENTO Y JUSTIFICACIÓN DEL TRABAJO

La enfermedad de Chagas es un problema importante en el sector de salud pública en América. Esta enfermedad es causada por el parásito *Trypanosoma cruzi*, que es transmitido por insectos hemípteros hematófagos de la familia Reduviidae. Dentro de las mayores limitaciones de la lucha contra la enfermedad de Chagas es la falta de información ecológica de los vectores. El monitoreo de las poblaciones del vector y de la zoonosis del parásito es insuficiente (Dumonteil, 1999; Rassi, *et al.*, 2010), es necesario intensificar el esfuerzo de monitoreo para conocer la biología del vector, para controlar la enfermedad.

Dipetalogaster maxima (Hemiptera: Reduviidae) es hospedero de *T. cruzi*, endémico de Baja California Sur (Jiménez *et al.*, 2003). Aunque mantiene su hábito silvestre, desde hace dos décadas se ha reportado en asentamientos rurales dentro de su distribución (Jiménez y Palacios, 1999). Hasta ahora se conoce poco de la historia natural de *D. máxima* y de su relación con *T. cruzi*. Algunos estudios han reportado la composición química de su saliva (Lange *et al.*, 1999), el estiramiento de su abdomen (Nijhout, 1984). Otros estudios ecológicos muestran información sobre los meses del año de mayor incidencia (Jiménez y Palacios, 1999), tasa de supervivencia y los días que tarda en cambiar de un estadio a otro (Ibarra *et al.*, 2006). Sin embargo, nunca se ha estudiado con detalle los cambios fenotípicos a lo largo de su desarrollo, ni la magnitud de la variación fenotípica que puede alcanzar durante el mismo. Si bien la variación fenotípica se distingue por ser la materia prima para la evolución por selección natural (Thompson, 2005), esta es relevante desde el punto de vista epidemiológico, ya que por medio del fenotipo se podría inferir si está infectado o no.

En esta tesis se comparó por primera vez la variación morfológica ontogenética en tres regiones de la distribución de *Dipetalogaster maxima*. Se espera que la alometría sea mayor y variable particularmente en caracteres funcionales, mientras que los rasgos que no son funcionales, se espera que no muestren variación a lo largo de su distribución.

Los estudios de variación morfológica nos brindan información tanto de la variación genética como de las influencias externas. Cuando se estudian insectos vectores de enfermedades, los estudios de variación morfológica son relevantes para la entomología médica en un contexto epidemiológico más que evolutivo. El estudio de la influencia ambiental sobre los caracteres cuantitativos puede ser útil para entender los patrones de re-infestación (Dujardin *et al.*, 2009). Además, estos estudios eco-morfológicos brindan las hipótesis base para análisis genéticos de poblaciones o experimentos controlados en laboratorio.

HIPÓTESIS

1-Debido las diferentes condiciones ambientales presentes a lo largo de su distribución geográfica de *D. maxima* y a la naturaleza del relieve del terreno, La Sierra de La Laguna pudiera fungir como una barrera geográfica y así generar variación en los caracteres morfológicos entre subgrupos de la población.

2-A través del desarrollo de *D. maxima*, desde el 1er estadio (Ninfa 1) hasta el 6to (Adulto), los caracteres morfológicos van cambiando de proporción e inclusive en forma. Habrá caracteres cuyo cambio de proporción entre cada estadio de desarrollo será más pronunciado y habrá otros caracteres cuyos cambios serán menores.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Evaluar y comparar la variación fenotípica-ontogenética de *Dipetalogaster maxima* en diferentes localidades de su distribución geográfica.

Objetivos específicos:

Comparar la variación fenotípica de *Dipetalogaster maxima* en su ámbito de distribución geográfica, considerando la heterogeneidad ambiental.

Comparar la variación fenotípica corporal entre estadios de desarrollo de *Dipetalogaster maxima* por medio de estimaciones alométricas.

MÉTODOS

Sitio de estudio y descripción de hábitat

Dipetalogaster maxima (Hemiptera: Reduviidae) tiene una distribución restringida en la parte más sureña del estado de Baja California Sur, México. Generalmente se encuentra asociada a zonas secas y rocosas del matorral xerófilo y la selva baja caducifolia (Jiménez y Palacios, 1999). No se tienen registros de esta chinche más allá de la capa árida tropical de la península (Ryckman y Ryckman, 1967), sugiriendo que la región de los llanos de Magdalena representa una barrera geográfica para la distribución de esta especie hacia el norte sudcaliforniano. El área de distribución de esta chinche está dividido en 4 ecorregiones (Costa Central del Golfo, Matorral Tropical del Cabo, Selva Baja del Cabo y el Bosque de la Sierra de La Laguna) (González *et al.*, 2010). La más norteña es la Costa Central del Golfo, la cual corresponde a una franja desértica con 800 km de largo, sin embargo, hasta donde se sabe, *D. maxima* no se distribuye a lo largo de toda ella. Su límite de distribución más al norte es la Bahía de La Paz. Es una zona árida y con altas temperaturas, caracterizada por una vegetación dominante con troncos suculentos. El Matorral Tropical del Cabo se sitúa en las tierras bajas del este y sur de la falla de La Paz, desde el nivel del mar hasta los 500 m de altitud, dominado por un matorral bajo sarcocauléscente con un alto grado de endemismos y otras plantas semi-suculentas. La Selva Baja del Cabo corresponde al llamado “pie de monte” que va de los 500-1000 m de altitud. Este biotopo representa el único bosque tropical seco presente en la península cuya vegetación se caracteriza por permanecer toda la temporada de sequía sin hojas, nueve meses aproximadamente, y rebrotar durante la época de lluvias. Los Bosques de la Sierra de La Laguna van desde los 500 m hasta altitudes que superan los 1000 m., con montañas principalmente formadas por granito. Debido a sus características de aislamiento presenta un alto grado de endemismos (González *et al.*, 2010). De entre las

ecorregiones mencionadas, no existe registro de *D. maxima* en el Bosque de Sierra de La Laguna.

Especie de estudio: *Dipetalogaster maxima*.

Dipetalogaster maxima (Uhler, 1894) (Reduviidae: Triatominae), comúnmente conocida como “chinche piedrera” (Jiménez y Palacios, 1999) es la especie de chinche hematófaga más grande conocida (Nijhout, 1984). Naturalmente infectada con *Trypanosoma cruzi*, se consideran como sus huéspedes principales a las especies de lagartijas que comparten los espacios rocoso, *Sauromalus australis* y *Petrosaurus thalassinus*. Sin embargo se ha visto que también se alimentan de ratas de campo y posiblemente de otros mamíferos de la zona. Inclusive se les ha visto intentar alimentarse de las personas que se detienen en las rocas a descansar (Ryckman y Ryckman, 1967; Lent y Wygodzinsky, 1979).

Recolecta de insectos

En cada región se eligieron diferentes sitios (ver Figura 1) con base en la presencia de una alta proporción de rocas graníticas, hábitat preferido por *D. maxima* (Ryckman y Ryckman, 1967; Marsden, 1986; Jiménez y Palacios; 1999). Los recolectores participaron como cebos vivos para la atracción de las chinches, ya que las emisiones de dióxido de carbono (CO₂) son atrayentes de este tipo de insectos (Barrozo *et al.*, 2004) e igualmente *D. maxima* se caracteriza por presentar una búsqueda activa y agresiva de su alimento (Marsden, 1986). El tiempo de espera en cada sitio fue de 5-15 minutos. Posteriormente, los recolectores se movieron a otro conjunto cercano de rocas para continuar la recolecta siguiendo el procedimiento antes descrito. Una vez que dejaban de salir chinches, los recolectores se movían hacia otro sitio para recolectar más individuos. La atracción se repitió cuantas veces

fue necesario, completando un esfuerzo de colecta de entre 1-2 horas por sitio. De no encontrar chinches se dejaba el sitio y se iba a otro. El número de individuos por estadio por región utilizados en este estudio está contenido en la Tabla 2.

Para la recolecta de los organismos se emplearon pinzas largas o bien con la mano utilizando guantes de látex. Las chinches capturadas se colocaron individualmente en frascos con alcohol al 70%, debidamente etiquetado con la fecha, coordenadas del sitio de colecta y nombres de los recolectores. Los individuos recolectados fueron depositados en el laboratorio de Genética Ecológica y Evolución de la Facultad de Ciencias de la UABC.

Previo a las mediciones, las chinches fueron separadas en tubos Falcon de 25 ml o 50 ml dependiendo del tamaño del animal. Cada tubo fue etiquetado por año de colecta, localidad, estadio de desarrollo (Figura 2) y número de individuo. Los individuos fueron separados por estadio con base en el tamaño, comparando únicamente entre los individuos de una misma localidad.

Medición fenotípica

Siguiendo los criterios de Pires *et al.*, 2011; Claver y Yaqub, 2015; Abad-Franch *et al.*, 2013, se midieron los siguientes caracteres: el ancho del anteclípeo (AC), largo del tubérculo antenífero (AT), distancia anteocular (AO), distancia externa entre los ojos (OE), distancia interna entre los ojos (OI), distancia postocular excluyendo el cuello (PO), largo total de la cabeza (LC), largo del pronoto (LP), ancho del pronoto (AP) y el largo del rostro o probóscide (R) (Figura 3).

Para obtener las medidas, se tomaron diferentes fotografías de cada uno de los individuos empleando una cámara digital Axiocam modelo ICc 5s montada en un estereoscopio Zeiss STEMI DV4. En las fotos se cuidó que se distinguiera perfectamente el contorno de la cabeza, el pronoto, el cuerpo completo y la probóscide para minimizar el error de medición. Las medidas se realizaron de forma lineal empleando el programa ZEN Blue Edition (Zeiss, 2012).

Análisis estadístico

Variación ambiental

Para examinar la variación ambiental se llevó a cabo un análisis de componentes principales empleando las 19 variables bioclimáticas de WorldClim (Fick y Hijmans, 2017) (Tabla 1). Las variables se extrajeron para cada punto de muestreo previamente geo-referenciados. Los “scores” de los dos primeros ejes para cada región se extrajeron y se graficaron para determinar visualmente si se forman grupos que sugieran una diferenciación ambiental entre las tres regiones. Debido a la complejidad de la interpretación de los componentes, los ejes se llamaron Bioclim 1 y 2, respectivamente (Hahn *et al.*, 2018). Los análisis estadísticos se realizaron en JMP10.

Variación fenotípica entre regiones

Para determinar la variación fenotípica entre las tres regiones se utilizó una prueba no paramétrica basada en rangos de Kruskal-Wallis para cada uno de los 11 caracteres fenotípicos medidos, y en cada uno de los 6 estadios de desarrollo de *D. maxima*. Como resultado se realizaron 66 análisis (11 caracteres x 6 estadios de desarrollo = 66 pruebas).

Esta prueba se realizó en vez de un ANOVA debido a que los datos no siguen una distribución normal (Shapiro-Wilks $P < 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron en JMP10.

Alometría ontogenética

Para examinar la alometría, puesto que todas las mediciones estaban en milímetros, se realizó una regresión lineal de tipo II de eje mayor, entre el tamaño total del individuo contra cada uno de los caracteres medidos. Previo al análisis, los datos fueron multiplicados por 10 (para evitar valores negativos posterior a la transformación) y transformados a logaritmo base natural. Para este caso, las pendientes de la regresión (β) pueden tomar los siguientes valores $\beta < 1$, $\beta = 1$ y $\beta > 1$ si el crecimiento de una estructura es hipoalométrico, isométrico o hiperalométrico, respectivamente, con respecto al cuerpo. Los análisis se realizaron en JMP10.

RESULTADOS

Descripción taxonómica

Dipetalogaster maxima es una chinche robusta y de gran tamaño. Color negro carbón, brillante. Superficie bastante rugosa y altamente pulida. Cuerpo no aplanado con un prominente pronoto casi angulado. Cuerpo prácticamente desnudo a excepción de algunas vellosidades cortas. Cabeza alargada subcilíndrica del doble de largo de su ancho, incluyendo los ojos, ligeramente granulosa. Espacio entre ojos relativamente corto. Región anteocular cuatro veces más larga que la postocular hasta el cuello. Tubérculos antenífero situados a la mitad de la región anteocular. Ocelos conspicuos, presentes solo en organismos adultos. Antenas muy largas, que sobrepasan la distancia entre el ápice de la cabeza y del escutelo, insertadas ligeramente antes de la mitad de la región anteocular; el primer segmento sobrepasa apenas el clípeo, el segundo segmento es tres veces el largo del primero, el tercer es 1/6 más largo que el segundo y el cuarto es un poco más de la mitad de largo que el tercero. Rostro robusto y largo, justo alcanza a situarse sobre el proesternón. Punta del tilo proyectada sobre una hendidura. Buccula en forma de perilla, prolongada anteriormente. Rostro casi tan largo como la cabeza, extendido hasta el proesternón. Primer y tercer segmento del rostro cortos, segundo segmento alargado; tercer segmento presenta en la punta una doble invaginación en forma de frasco. Proesternón con surco estridulatorio. Lóbulo anterior del pronoto con tubérculos discales. Carina lateral con numerosas constricciones. Ángulos humerales redondeados. Proyección posterior del escutelo en forma de tubérculo. Patas alargadas y delgadas. Esta especie en particular presenta una membrana conexiva plisada expandible que conecta las pacas del conexivo con las de los escleritos ventrales, lo que le

permite consumir grandes cantidades de sangre (Uhler, 1894; Usinger, 1944; Lent y Wygodzinsky, 1979).

Variación ambiental

El análisis ambiental de componentes principales con las variables bioclimáticas explicó el 77% de la variación en sus dos primeros ejes, 55.2 el primero y 20.8 el segundo. El análisis gráfico agrupó a los individuos de la región 1, mientras que no se observó una clara separación en los grupos de la región 2 y 3, indicando que la región 1 difiere de las otras dos en el espacio ambiental de *Dipetalogaster maxima* (Figura 4). Las variables climáticas que explican esto son: el rango medio diurno mensual de temperatura, la isoterma, la temperatura estacional, la temperatura máxima del mes más caliente, el rango de temperatura anual y la temperatura media del cuarto más seco.

Variación fenotípica entre regiones

La variación de los caracteres fenotípicos de *Dipetalogaster maxima* es amplia. La prueba de Kruskal-Wallis encontró variación significativa entre las tres regiones por estadio en 10 casos diferentes. En el estadio ninfa 1 (N1) se detectaron diferencias significativas en 4 de 11 caracteres entre regiones, siendo este estadio el que presentó la mayor variación.

Los caracteres que difirieron fueron: el largo de la cabeza (LC) ($Chi^2=10.256$, $GL=2$, $P=0.0059$), el largo de la probóscide (R) ($Chi^2=9.0669$, $GL=2$, $P=0.0107$), la distancia de la región anteocular (AO) ($Chi^2=7.9584$, $GL=2$, $P=0.0187$) y el largo del pronoto (LP) ($Chi^2=7.5445$, $GL=2$, $P=0.023$). En el estadio ninfal 2 hubo dos caracteres con variación significativa, la región postocular (PO) ($Chi^2=9.9826$, $GL=2$, $P=0.0068$) y la distancia externa entre los ojos (OE) ($Chi^2=6.5047$, $GL=2$, $P=0.0387$). En el estadio ninfal 3 solo el

largo de la probóscide (R) ($Chi^2=6.6924$, $GL=2$, $P=0.0352$) varió significativamente entre las tres regiones. En el estadio ninfal 5, tres caracteres presentaron variación significativa, el largo de la cabeza (LC) ($Chi^2=7.7215$, $GL=2$, $P=0.0211$), la distancia anteocular (AO) ($Chi^2=9.1167$, $GL=2$, $P=0.0105$) y el largo del tubérculo antenífero (AT) ($Chi^2=9.2601$, $GL=2$, $P=0.0098$). Ningún carácter del cuarto estadio y de los adultos difirió entre regiones (Tabla 3; Figura 5).

Alometría ontogenética

En el crecimiento relativo de los diferentes caracteres morfológicos en función del largo total del cuerpo (LT) a lo largo de los estadios de desarrollo fueron del tipo hipoalométrico en su mayoría ($\beta < 1$), indicando que la tasa de desarrollo de algunos caracteres a lo largo de la ontogenia es menor en relación al largo del cuerpo. Se detectaron dos caracteres cuya pendiente fue ligeramente hiperalométrica ($\beta > 1$); ancho del pronoto (AP) ($Intercepto=-2.109$, $\beta=1.143$, $ICinf=1.118$, $ICsup=1.168$) y largo del pronoto (LP) ($Intercepto=-2.819$, $\beta=1.220$, $ICinf=1.192$, $ICsup=1.249$). En contraste, el caracterer con la pendiente menos pronunciada y por ende con una tasa relativa de crecimiento muy baja en relación al largo total del cuerpo (LT) fueron la distancia postocular excluyendo el cuello (PO) ($Intercepto=-1.701$, $\beta=0.403$, $ICinf=0.381$, $ICsup=0.425$). La hipoalometría del resto de los demás caracteres varió (β) entre 0.63 y 0.793 (Tabla 4; Figura 6).

DISCUSIÓN

Este estudio analiza por primera la variación morfológica de *Dipetalogaster maxima* en un gradiente geográfico que considera tres grandes regiones dentro de su área de distribución. Se han realizado diferentes estudios con *D. maxima* en condiciones de laboratorio y en campo, pero se conoce poco sobre de la variación fenotípica en su desarrollo y/o de variación geográfica (Ver Bello-Bedoy *et al.*, 2019). Incluso la variación ambiental en la distribución geográfica de esta especie no ha sido estudiada, a pesar de que se ha demostrado que la variación en humedad relativa y la temperatura reducen la supervivencia de esta especie (Johnson *et al.*, 1984). Los resultados de este estudio demuestran que existe variación en el espacio ambiental, es decir que los parámetros ambientales difieren en las regiones donde se distribuye *D. maxima*. Principalmente los parámetros ambientales varían en la zona norte de su distribución, mientras que no se observaron diferencias claras en las vertientes del Pacífico y del Golfo de California de la Sierra de La Laguna. En relación a la variación morfométrica encontramos que solo 10 caracteres mostraron diferencias entre las regiones, mayormente en rasgos cefálicos. Finalmente, se encontró variación en la tasa de crecimiento de diferentes caracteres, a pesar de que todas fueron del tipo hipoalométrico.

Variación geográfica

Una de las preguntas de este estudio fue si los caracteres fenotípicos diferían entre regiones donde habita esta especie. La distribución de *D. maxima* está restringida a la zona sur de B.C.S., y esta es reducida en relación a otras especies de triatomíneos (Ramsey *et al.*, 2015). A pesar de ser reducida, el área de distribución de esta especie está compuesta por diferentes eco-regiones basadas en los tipos de vegetación (*Sensu* González *et al.*, 2010) que conforman un espacio ambiental heterogéneo. El análisis ambiental de este estudio muestra que las

localidades de la zona norte difieren con las que se distribuyen a lo largo de ambas vertientes de la zona de La Laguna. Esta evidencia apoya la idea de que el hábitat de esta especie es un mosaico heterogéneo. Sin embargo, la variación ambiental encontrada no influyó en la expresión del fenotipo de *D. maxima*, resultando en poca diferenciación fenotípica entre los individuos de las diferentes regiones geográficas, incluso entre las que se separaron en el espacio ambiental (ver Figura 4). Estudios en otros insectos triatominos apoya la idea de que el fenotipo de estos organismos difieren entre ambientes de alimentación, características del ambiente físico (Por ejemplo: temperatura y humedad), y diferentes hábitats de ambiente silvático, doméstico y peridoméstico (Dujardin *et al.*, 1999; Dujardin *et al.*, 2009; Nattero *et al.*, 2003), indicando que las adaptaciones a condiciones ambientales diferentes alteran el fenotipo.

En este estudio la mayoría de las diferencias significativas fueron detectadas en caracteres cefálicos de estadios tempranos, dos relacionados con el tamaño de la probóscide y uno del pronoto. La diferenciación de estos caracteres de la cabeza pueden estar relacionada con el ambiente biótico (interacciones inter-específicas), por ejemplo, para la detección de presas (Bello-Bedoy *et al.*, 2019). La variación en los caracteres de la cabeza han sido relacionados con la capacidad sensorial de las chinches expuestas a diferentes ambientes (Pires *et al.*, 2011). La variación en caracteres morfométricos de la cabeza de triatominos se ha reportado en diferentes estudios, sugiriendo que este carácter puede diferir en condiciones ambientales contrastantes (Pires *et al.*, 2011; Bustamantes *et al.*, 2004; Claver y Yaqub, 2015). Por ejemplo, en *Triatoma infestans* se han reportado diferencias en caracteres de la cabeza de dos poblaciones habitantes de ambientes silváticos y domésticos, sugiriendo que la adaptación al

estado doméstico está acompañada con una reducción en el tamaño de la cabeza (Pires *et al.*, 2011).

En contraste, Martínez *et al.* (2006) reportan haber encontrado poca variación morfológica en individuos de *Meccus longipennis* provenientes de diferentes zonas del occidente de México, en donde solo 3 de 6 mediciones de diferentes caracteres (5 cefálicos y 1 corporal) fueron significativamente diferentes. Estas 3 mediciones significativamente diferentes entre las diferentes localidades corresponden todos a caracteres de la cabeza (Martínez *et al.*, 2006). El nivel bajo de diferenciación entre regiones es semejante a los encontrados para otras chinches (Martínez *et al.*, 2006).

Igualmente, en este estudio detectamos baja diferenciación, 7 de 11 caracteres, en su mayoría de la cabeza (4), variaron significativamente entre regiones. Sin embargo en *D. maxima* se estudió la variación para cada uno de los estadios de desarrollo, mientras que en la gran mayoría de trabajos parecidos se enfocan en individuos adultos. Por esto se espera haya ciertos caracteres bien conservados en la especie. Aun teniendo en cuenta todo esto, la variación morfológica de *D. maxima* encontrada entre las tres regiones fue muy baja.

La reducida variación morfológica observada entre las poblaciones de *D. maxima* sugiere que esta especie presenta un nivel bajo de plasticidad fenotípica. Otra explicación posible es que las diferencias ambientales detectadas en este estudio no influyan sobre la variación fenotípica, puesto que a pesar de provenir de ambientes diferentes, el hábitat es semejante.

La diferenciación fenotípica puede ser limitada por la presencia de flujo genético entre poblaciones y patrones selectivos similares que reducen la adaptación local (Slatkin, 1987).

A pesar de la distancia geográfica y las diferencias ambientales entre las 3 regiones es probable que haya conectividad genética entre las poblaciones, limitando diferenciación fenotípica de *D. maxima*. La migración de un individuo por generación es suficiente para contrarrestar la diferenciación entre poblaciones (Slatkin, 1987). Hasta ahora no hay estimaciones de flujo genético en esta especie. Para *Triatoma infestans* y en *T. dimidiata* se ha encontrado niveles de diferenciación genética bajos, lo que sugiere que hay migración efectiva entre poblaciones (Ramírez *et al.*, 2005; Nattero *et al.*, 2016). Aunque en *D. maxima* se desconoce la tasa de flujo génico, *D. maxima* es una especie que vuela en estadio adulto, y es posible que esto genere conectividad genética entre las poblaciones a pesar de la distancia geográfica. El flujo génico puede mantener una constitución genética y fenotípica homogénea en las diferentes regiones, y los niveles bajos de variación fenotípica observados en este estudio. Es necesario un análisis de genética de poblaciones para estimar el nivel de flujo genético y determinar si el intercambio de genes explica la baja diferenciación en *D. máxima*.

Variación alométrica

En la alometría ontogenética se encontró que difiere la tasa de crecimiento de los caracteres con respecto al cuerpo. Los resultados muestran un patrón de crecimiento del pronoto ligeramente hiperalométrico, contrastando con el resto de los caracteres cuyo crecimiento fue hipoalométrico. Esto sugiere que el desarrollo del pronoto puede tener una función relevante en los estadios mayores de *Dipetalogaster maxima*. Este crecimiento abrupto del pronoto coincide con el desarrollo de la musculatura alar dentro del pronoto, y la aparición completa de las alas, del quinto estadio ninfal a la etapa adulta. Si bien el desarrollo de estas estructuras puede ser costoso, la ventaja funcional adaptativa puede explicar el mantenimiento de estas

estructuras en esta especie. Ya que el movimiento es una parte relevante para la dispersión, apareamiento o búsqueda de presas, no es raro que esta estructura corporal contraste en su desarrollo en relación a otras no adaptativas (Bello-Bedoy *et al.*, 2019). A pesar de que no se ha documentado distancia o el tiempo de vuelo de esta especie, observaciones en campo sugieren que sus vuelos no son prolongados (Jiménez y Palacios, Com. Pers). Futuros estudios podrían evaluar la variación en la musculatura, tamaño de las alas y la capacidad de vuelo en adultos de *D. maxima* para examinar si tiene el potencial de ser adaptativo.

Si bien no hay evidencia experimental que demuestre con detalle la relación entre cada carácter y su función en esta chinche, en otras especies se ha documentado evidencia correlativa que indica que la variación de algunos caracteres está asociada a funciones sensoriales en ambientes particulares. El tamaño de la cabeza, de los ojos y la distancia entre los ojos, han sido asociados a una función sensorial relevante en hábitats naturales con condiciones contrastantes (Bustamantes *et al.*, 2004). En *Triatoma dimidiata* se han encontrado que los ojos de individuos que viven en cuevas son menos prominentes que aquellos que habitan zonas silváticas (Bustamantes *et al.*, 2004), lo que sugiere que la diferencia en el hábitat influye en el patrón de desarrollo alométrico. Resultados similares se han observado en comparaciones morfológicas de la cabeza entre chinches de hábitats domésticos y silvático (Pires *et al.*, 2011). Finalmente, los caracteres de la cabeza además de la probóscide, también podrían estar relacionados con la alimentación, pues en la cabeza es donde se contienen los músculos empleados para la succión de la sangre (Lehane, 2005).

Los valores de crecimiento alométrico de la probóscide y de la cabeza de *D. maxima* son bajos en relación al valor del pronoto. Esto puede explicarse si la variación en las presas -

reptiles, aves o roedores a lo largo de su desarrollo no imponen retos que promueva una tasa de desarrollo mayor a la observada. A pesar de que estos valores son relativamente bajos, son mayores que la región postocular (PO), que es un carácter que varía muy poco a lo largo del desarrollo de la chinche, y que solo tiene un papel taxonómico. Esto apoya la idea de que el patrón de crecimiento de la probóscide y otros caracteres es de relevancia, a pesar de tener valores bajos.

CONCLUSIONES

Este estudio encontró que una fracción de caracteres morfo-funcionales de la cabeza, probóscide y el pronoto de *Dipetalogaster maxima* están estructurados en su hábitat pedregoso. En el estadio ninfal 1 (N1) se encontró que diferían significativamente más caracteres entre regiones. Pero el número de caracteres con diferencias entre las regiones se redujo en estadios mayores del desarrollo, posiblemente por la reducción en la variación de los caracteres a lo largo del crecimiento de *D. maxima*. Esto sugiere que las funciones sensoriales y de alimentación sí se alteran en respuesta a ambientes heterogéneos, ya sea de alimentación o aquellos que incrementan la supervivencia (Bustamantes *et al.*, 2004; Lehane, 2005; Dujardin *et al.*, 2009; Bello-Bedoy *et al.*, 2019). Es necesario hacer experimentos que permitan determinar que presiones selectivas afectan caracteres particulares.

La ausencia de diferenciación fenotípica no es rara en triatominos, sin embargo un estudio de diferenciación genética empleando genes del COI de la mitocondria y microsatélites nucleares complementaría el entendimiento de la baja o nula variación fenotípica. La comparación entre estructuración de caracteres fenotípicos y genéticos neutrales puede ayudar a entender si la variación observada en el fenotipo de *D. maxima* es adaptativa (Nattero *et al.*, 2013). La variación alometría ontogenética es relevante para entender qué caracteres específicos del desarrollo están implicados en las diferencias que se observan entre adultos, y este mismo fin sería útil para entender las diferentes entre especies. Por ello, sería interesante comparar el patrón de crecimiento a lo largo de la ontogenia de *D. maxima* con el de otras especies de chinches hematófagas para entender sus trayectorias evolutivas. Su análisis podría darnos información más detallada para entender la historia evolutiva y adaptativa de *D. maxima*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abad-Franch, F., y Monteiro, F. A. (2007). Biogeography and evolution of Amazonian triatomines (Heteroptera: Reduviidae): implications for Chagas disease surveillance in humid forest ecoregions. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 102, 57-70.
- Barrozo, R. B., y Lazzari, C. R. (2004). The response of the blood-sucking bug *Triatoma infestans* to carbon dioxide and other host odours. *Chemical senses*, 29(4), 319-329
- Bello-Bedoy, R., Peiro-Nuño, H., Córdoba-Aguilar, A., Flores-López, C. A., Romero-Figueroa, G., Arteaga, M. C., y De la Rosa-Conroy, L. (2019). Ontogenetic changes in wild chagasic bugs (*Dipetalogaster maximus*): exploring morphological adaptations in pre-adult and adult stages. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902664
- Bonduriansky, R. (2007). Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution*, 61(4), 838-849.
- Bustamante, D. M., Monroy, C., Menes, M., Rodas, A., Salazar-schettino, P. M., Rojas, G., y Dujardin, J. P. (2004). Metric variation among geographic populations of the Chagas vector *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and related species. *Journal of Medical Entomology*, 41(3), 296-301.
- Claver, M., y Yaqub, A. (2015). Morphometric analysis of tropicopolitan bug *Triatoma rubrofasciata* (De Geer) in two different parts of India. *International Journal Research. Studies Bioscience* 3(5), 130-138.
- Colville, J. F., Picker, M. D., y Cowling, R. M. (2018). Feeding ecology and sexual dimorphism in a speciose flower beetle clade (Hopliini: Scarabaeidae). *PeerJ*, 6, e4632.
- Darwin, C. (1859). *On the origins of species by means of natural selection*. London: Murray.
- Douglas J. F. (2006). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc.; Edición: 3
- Dujardin, J. P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N., y Catalá, S. (2009). Deciphering morphology in Triatominae: the evolutionary signals. *Acta Tropica*, 110(2-3), 101-111.
- Dujardin, J. P., Panzera, P., & Schofield, C. J. (1999). Triatominae as a model of morphological plasticity under ecological pressure. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94, 223-228.
- Dumonteil, E. (1999). Update on Chagas' disease in Mexico. *Salud pública de México*, 41, 322-327.
- Eguiarte, L. E., Larson-Guerra, J. O. R. G. E., Nuñez-Farfán, J. U. A. N., Martínez-Palacios, A., Del Prado, K. S., & Arita, H. T. (1999). Diversidad filogenética y conservación:

- ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72(4), 475-492.
- Emlen, D. J. (1997). Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 335-341.
- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 659-687
- Farfán, N., y Eguiarte Fruns, L. E. (1999). *Evolución biológica*, México: D.R.
- Fernández, G. C., Juárez, M. P., Monroy, M. C., Menes, M., Bustamante, D. M., y Mijailovsky, S. (2005). Intraspecific variability in *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) populations from Guatemala based on chemical and morphometric analyses. *Journal of Medical Entomology*, 42(1), 29-35.
- Fick, S.E. y Hijmans, R.J. (2017). Worldclim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Fox, C. W., Roff, D. A., y Fairbairn, D. J. (2001). *Evolutionary ecology: concepts and cases of studies*. Oxford University Press.
- Fusco, G., y Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 365, 547–556.
- Galvão, C., McAloon, F. M., Rocha, D. S., Schaefer, C. W., Patterson, J., y Jurberg, J. (2014). Description of eggs and nymphs of *Linshcosteus karupus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(6), 861-872.
- Goncalves, L., y Liria, J. y Soto Vivas, A. (2016). Ontogenetic morphometrics in *psammolestes arthuri*. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(1): 369-373.
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., Ezcurra, E., & de Ecorregiones Grupo, G. D. T. (2010). Ecoregions of Baja California peninsula: A synthesis. *Botanical Sciences*, 87, 69-82.
- Haldane, J. B. S. (1957). The cost of natural selection. *Journal of Genetics*, 55(3), 511.
- Huxley, J. S., y Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780.
- Jiménez, M. L., Llinas, J., y Palacios, C. (2003). Infection rates in *Dipetalogaster maximus* (Reduviidae: Triatominae) by *Trypanosoma cruzi* in the Cape Region, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 40(1), 18-21.

- Jiménez, M. L., y Palcios, C. (1999). Incidencia de la chinche piedrera (*Dipetalogaster maximus*) (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) vector de *Tripanosoma cruzi* en zonas urbanas de La Paz, Baja California Sur, México. *Anales del Instituto de Biología serie Zoología*, 70(002).
- Johnson, C. E., Oakley, E. F., y Marsden, P. D. (1984). Mortality of *Dipetalogaster maximus* (Uhler) in response to temperature and humidity. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 17(1), 13-16.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development genes and evolution*, 226(3), 113-137.
- Kodric-Brown, A., Sibly, R. M., y Brown, J. H. (2006). The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(23), 8733-8738.
- Lange, U., Keilholz, W., Schaub, G. A., Landmann, H., Markwardt, F., y Nowak, G. (1999). Biochemical characterization of a thrombin inhibitor from the bloodsucking bug *Dipetalogaster maximus*. *Pathophysiology of Haemostasis and Thrombosis*, 29(4), 204-211.
- Lehane, M. J. (2005). *The biology of blood-sucking in insects*. Cambridge University Press.
- Lent, H., y Wygodzinsky, P. (1979). Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bulletin of the American museum of Natural History*, 163(3), 123-520.
- Marco, H. G., Šimek, P., Clark, K. D., y Gäde, G. (2013). Novel adipokinetic hormones in the kissing bugs *Rhodnius prolixus*, *Triatoma infestans*, *Dipetalogaster maxima* and *Panstrongylus megistus*. *Peptides*, 41, 21-30.
- Marsden, P. D. (1986). *Dipetalogaster maxima* or *D. maximus* as a xenodiagnostic agent. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 19(4), 205-207.
- Martínez Ibarra, J. A., Bárcenas Ortega, N. M., Romero Nápoles, J., Noguera Torres, B., y Rodríguez López, M. H. (2006). Diferencias métricas entre poblaciones de *Meccus longipennis* (Usinger) (Hemiptera: Reduviidae) en el occidente de México. *Folia Entomológica Mexicana*, 45(2).
- Martínez-Ibarra, J. A., Noguera-Torres, B., Cárdenas-Barón, A. C., Montañez-Valdez, O. D., Bustos-Saldaña, R., & Meillón-Isáis, K. M. (2018). Life history of two abundant populations of *Dipetalogaster maximus* (Uhler, 1894)(Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in northwestern Mexico. *Journal of Vector Ecology*, 43(1), 104-109.
- Mazer, S. J. y Damuth, J. (2001). Evolutionary significance of variation. In: *Evolutionary Ecology, Concepts and Case Studies* (Ed. By C. W. Fox, D. A. Roff & D. J. Fairbairn), pp. 16-28. Oxford: Oxford University Press.

- Miyashita, K. (1968). Growth and development of *Lycosa T-insignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae) under different feeding conditions. *Applied Entomology and Zoology*, 3(2), 81-88.
- Nattero, J., Malerba, R., Rodríguez, C. S., y Crocco, L. (2013). Phenotypic plasticity in response to food source in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera, Reduviidae: Triatominae). *Infection, Genetics and Evolution*, 19, 38-44.
- Nattero, J., Pita, S., Calleros, L., Crocco, L., Panzera, Y., Rodríguez, C. S., & Panzera, F. (2016). Morphological and Genetic Differentiation within the Southernmost Vector of Chagas Disease: *Triatoma patagonica* (Hemiptera–Reduviidae). *PloS one*, 11(12), e0168853.
- Nickell, D. C., y Bromage, N. R. (1998). The effect of timing and duration of feeding astaxanthin on the development and variation of fillet colour and efficiency of pigmentation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 169(3-4), 233-246.
- Nijhout, H. F. (1984). Abdominal stretch reception in *Dipetalogaster maximus* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Insect Physiology*, 30(8), 629-633.
- Ramírez, C. J., Jaramillo, C. A., del Pilar Delgado, M., Pinto, N. A., Aguilera, G., & Guhl, F. (2005). Genetic structure of sylvatic, peridomestic and domestic populations of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) from an endemic zone of Boyaca, Colombia. *Acta Tropica*, 93(1), 23-29.
- Ramsey, J. M., Peterson, A. T., Carmona-Castro, O., Moo-Llanes, D. A., Nakazawa, Y., Butrick, M., y Ibarra-Cerdeña, C. N. (2015). Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 110(3), 339-352.
- Rassi Jr, A., Rassi, A., y Marin-Neto, J. A. (2010). Chagas disease. *The Lancet*, 375(9723), 1388-1402.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., y Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367.
- Pires, H. H. R., Barbosa, S. E., Borges, E. C., Silva, J. A., Siqueira, A. M., y Diotaiuti, L. (2011). Head morphometry and isoenzymatic profile of two *Triatoma infestans* Klüg, 1834 (Hemiptera, Reduviidae) populations. *Acta Tropica*, 118(3), 190-195.
- Ramsey, J. M., Peterson, A. T., Carmona-Castro, O., Moo-Llanes, D. A., Nakazawa, Y., Butrick, M., y Ibarra-Cerdeña, C. N. (2015). Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 110(3), 339-352.

- Rocha, D. D. S., Patterson, J. S., Sandoval, C. M., Jurberg, J., Ângulo, V. M., Esteban, A., y Galvão, C. (2005). Description and ontogenetic morphometrics of nymphs of *Belminus herreri* Lent & Wygodzinsky (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae). *Neotropical Entomology*, 34(3), 491-497.
- Russell, P. J., y Gordey, K. (2010). *IGenetics*. 3era edición San Francisco: Benjamin Cummings.
- Ryckman, R. E., y Ryckman, A. E. (1967). Epizootiology Of *Trypanosoma Cruzi* In Southwestern North America Part X: The Biosystematics of *Dipetalogaster maximus* in Mexico (Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Trypanosomidae). *Journal of Medical Entomology*, 4(2), 180-188.
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 667-693.
- Shingleton, A. W., Frankino, W. A., Flatt, T., Nijhout, H. F., y Emlen, D. J. (2007). Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, 29(6), 536-548.
- Uhler, P. R. (1894). Observations upon the heteropterous hemiptera of Lower California: with descriptions of new species. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, series 2. IV: 223–295.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236(4803), 787-792.
- Stern, D. L., y Emlen, D. J. (1999). The developmental basis for allometry in insects. *Development*, 126(6), 1091-1101.
- Tatsuta, H., Mizota, K., y Akimoto, S. I. (2001). Allometric patterns of heads and genitalia in the stag beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3), 462-466.
- Thompson, J. D. (2005). *The Geographic Mosaic of Coevolution*. The University of Chicago Press.
- Usinger, R. L. (1944). The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. *The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their Public Health Significance*. (288).
- Waddington, C.H. (1942) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150, 563– 565.
- Watanabe, A. (2012). The ontogeny of cranial morphology in extant crocodilians and its phylogenetic utility: A geometric morphometric approach. The Florida State University.

West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.

Whitman, D. (2009). Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. CRC Press.

ANEXOS

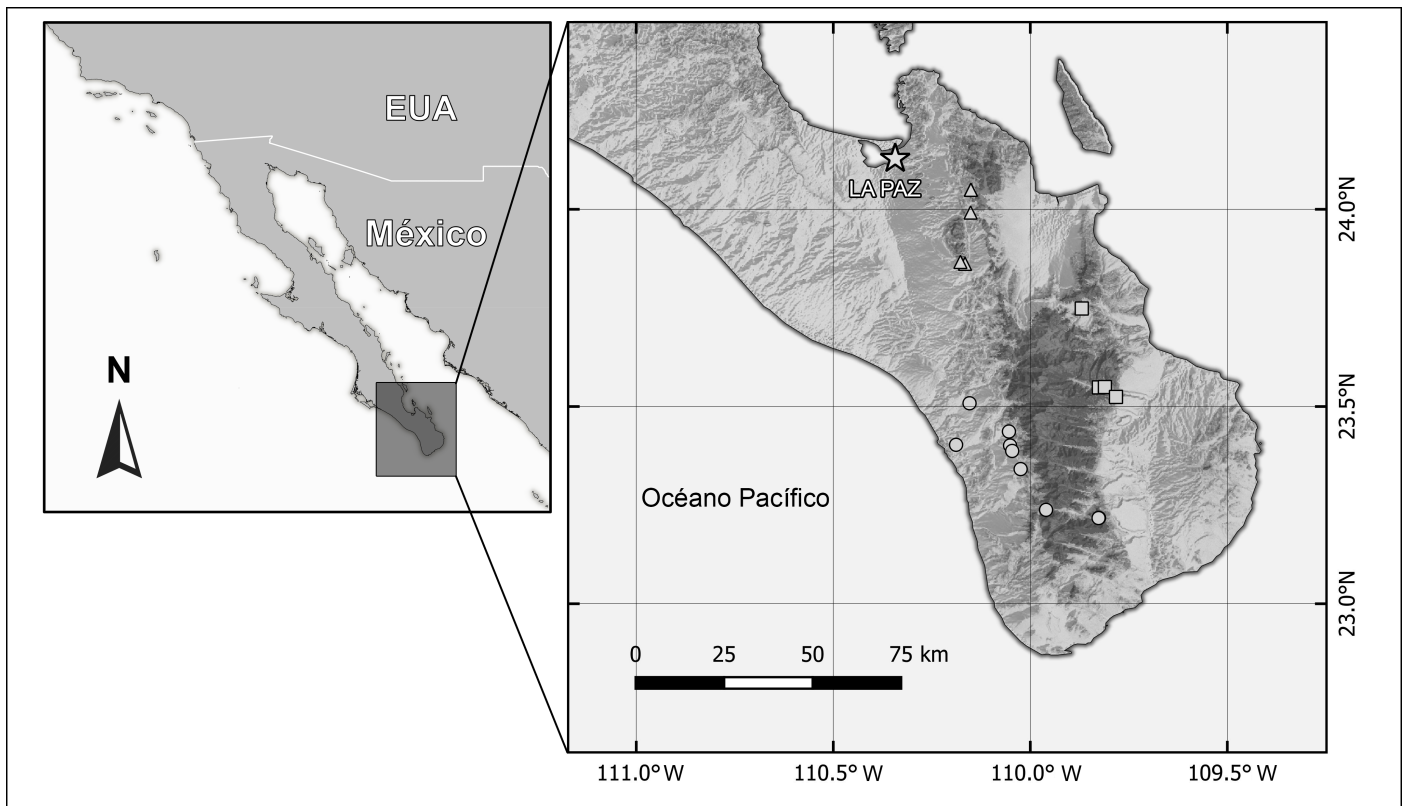


Figura 1. Mapa de los sitios de colecta. El símbolo de triángulo denota los sitios de colecta que pertenecen a la región 1, el símbolo de círculo a la región 2 y el cuadrado a la región 3. El símbolo de estrella corresponde a la ciudad de La Paz, B.C.S.

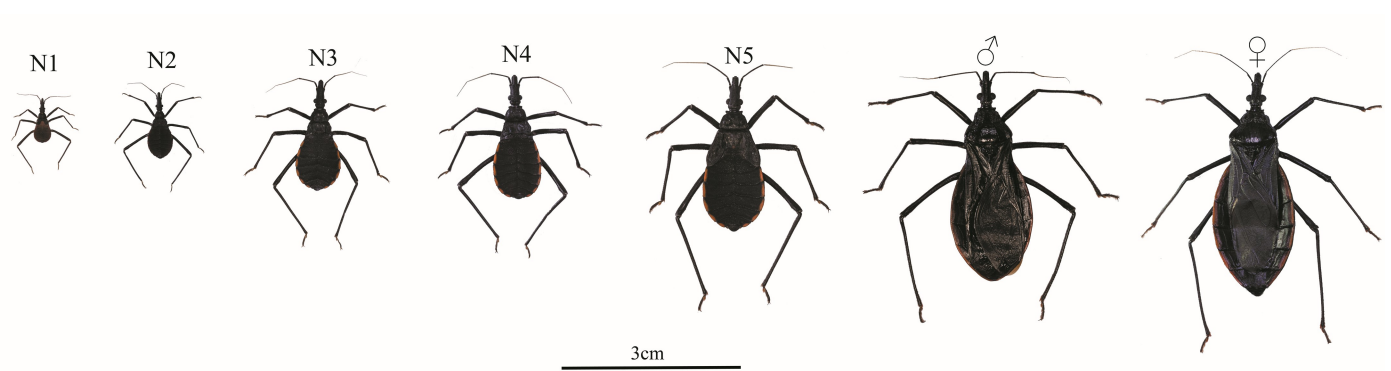


Figura 2. Secuencia de desarrollo de *Dipetalogaster máxima*. Los estadios ninfales está indicado con una N seguidos de un número que indica su número de desarrollo; y el macho y hembra adultos.

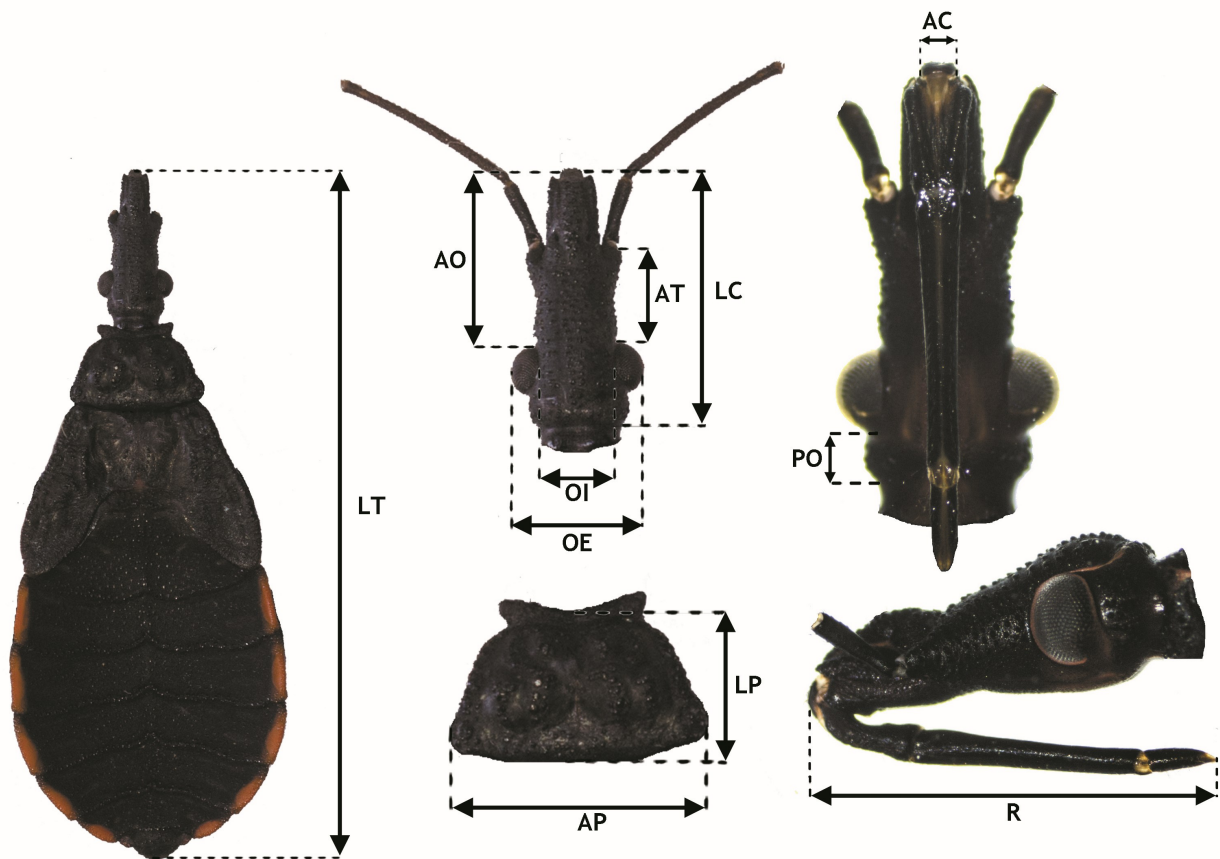


Figura 3. Caracteres medidos: ancho del anteclípeo (AC), largo del tubérculo antenífero (AT), distancia anteocular (AO), distancia externa entre los ojos (OE), distancia interna entre los ojos (OI), distancia postocular excluyendo el cuello (PO), Largo total de la cabeza (LC), largo del pronoto (LP), ancho del pronoto (AP) y el largo del rostro o probóscide (R).

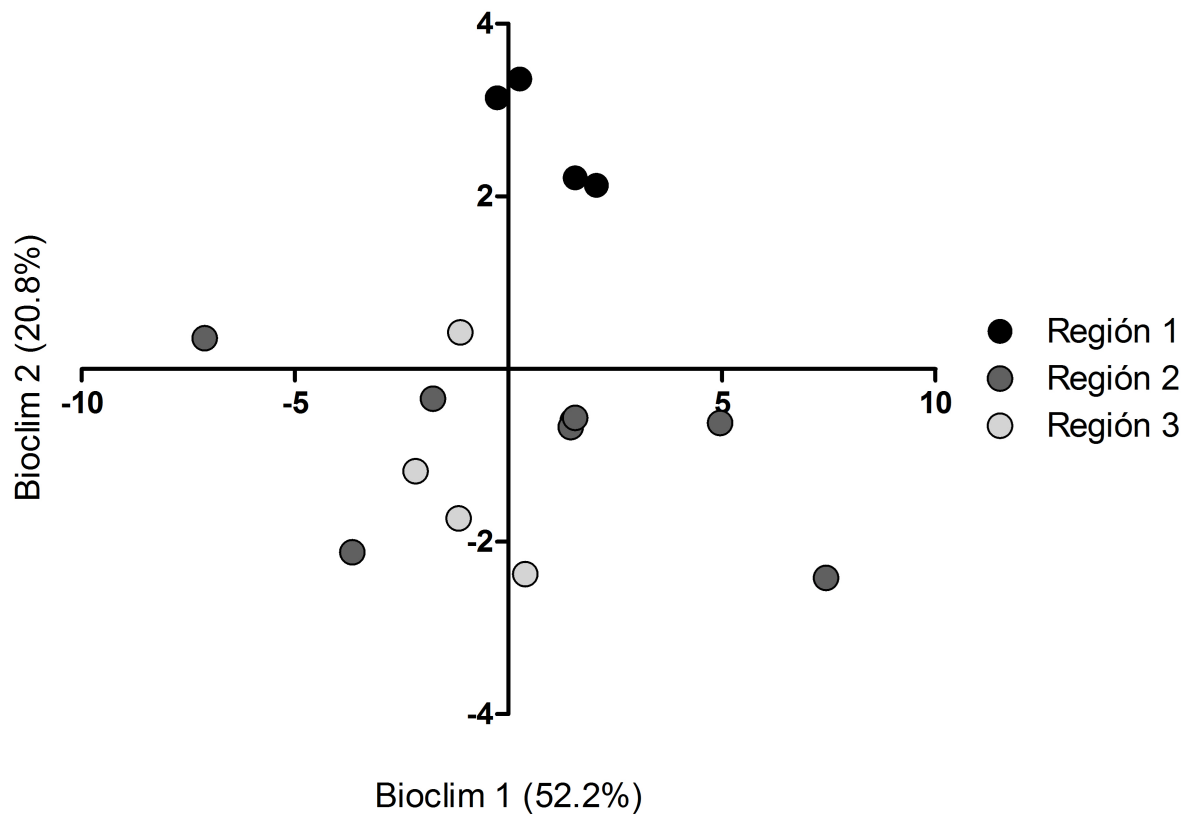


Figura 4. Representación en dos ejes del análisis de componentes principales utilizando 19 variables bioclimáticas de WorldClim.

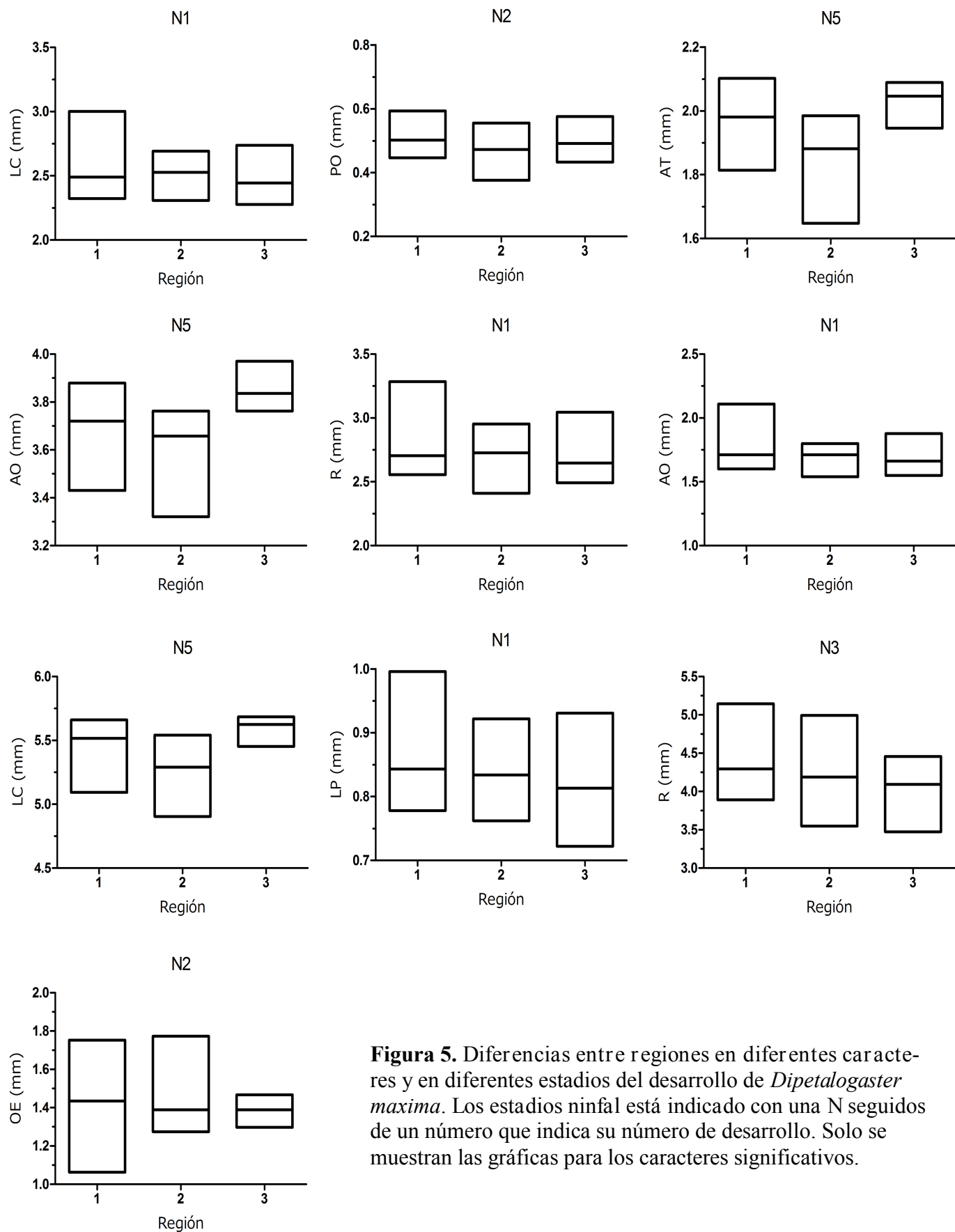


Figura 5. Diferencias entre regiones en diferentes caracteres y en diferentes estadios del desarrollo de *Dipetalogaster maxima*. Los estadios ninfal está indicado con una N seguidos de un número que indica su número de desarrollo. Solo se muestran las gráficas para los caracteres significativos.

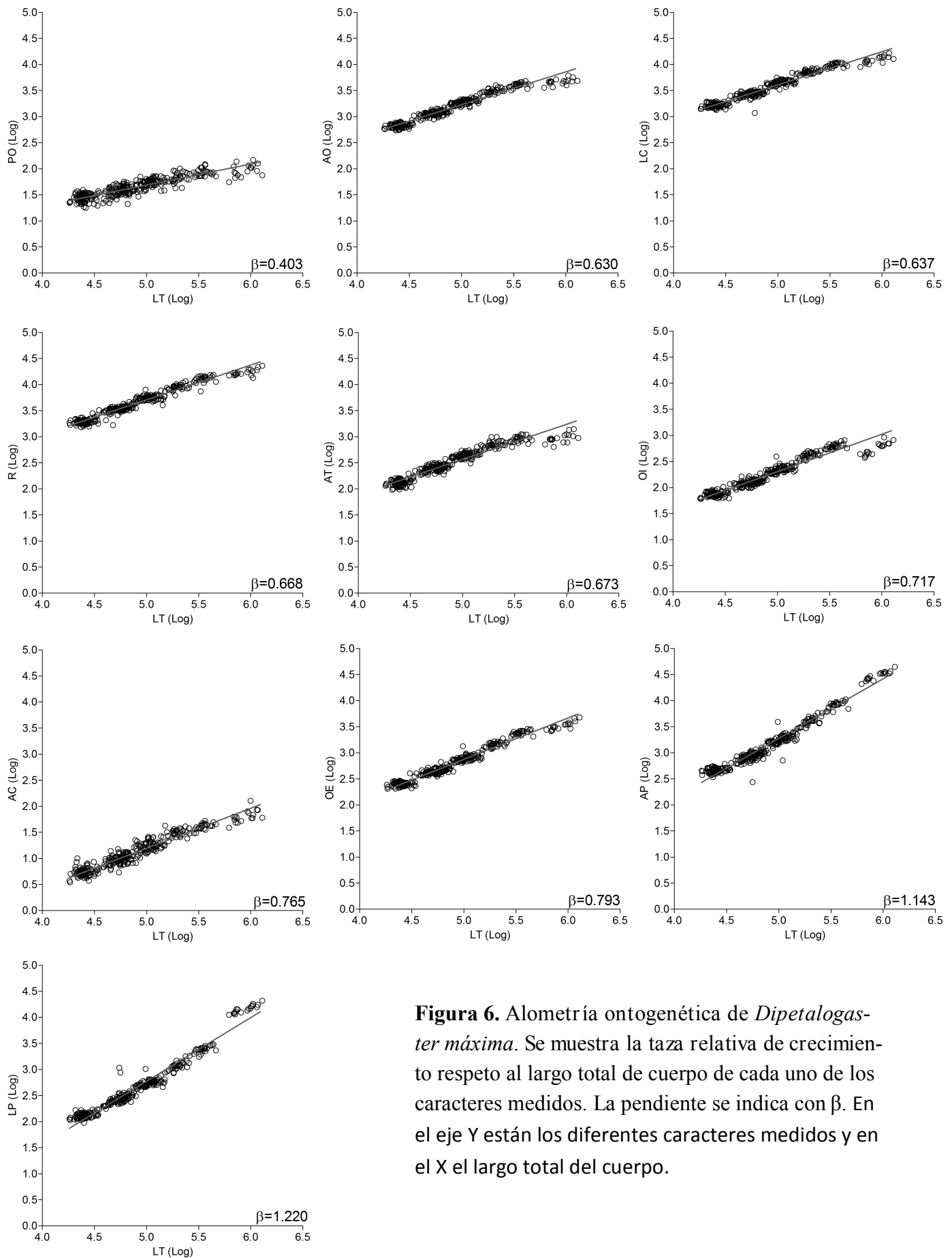


Figura 6. Alometría ontogenética de *Dipetalogaster máxima*. Se muestra la tasa relativa de crecimiento respecto al largo total de cuerpo de cada uno de los caracteres medidos. La pendiente se indica con β . En el eje Y están los diferentes caracteres medidos y en el X el largo total del cuerpo.

Tabla 1: Variables bioclimáticas de WorldClim.

WorldClim	
Código	Variable climática
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango medio diurno mensual de temperatura (max-min)
BIO3	Isoterma
BIO4	Temperatura estacional
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango de temperatura anual
BIO8	Temperatura media del cuarto más húmedo
BIO9	Temperatura media del cuarto más seco
BIO10	Temperatura media del cuarto más caliente
BIO11	Temperatura media del cuarto más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Precipitación estacional
BIO16	Precipitación del cuarto más húmedo
BIO17	Precipitación del cuarto más seco
BIO18	Precipitación del cuarto más caliente
BIO19	Precipitación del cuarto más frío

Tabla 2: Numero de individuos de D. maxima utilizados en este estudio por estadio por región

	Región 1	Región 2	Región 3
Estadio	n	n	n
N1	15	42	29
N2	34	43	15
N3	25	34	14
N4	13	7	7
N5	8	13	4
A	3	11	3

Tabla 3. Resultados de la prueba no paramétrica basada en rangos de Kruskal-Wallis por estadio por carácter entre las tres regiones

<i>Prueba de Kruskal-Wallis</i>					<i>Prueba de Kruskal-Wallis</i>				
<i>Estadio</i>	<i>Caracter</i>	<i>GL</i>	<i>chi²</i>	<i>p</i>	<i>Estadio</i>	<i>Caracter</i>	<i>GL</i>	<i>chi²</i>	<i>p</i>
1	LC	2	10.256*	0.0059	5	LT	2	1.5366	0.4638
2	PO	2	9.9826*	0.0068	3	LP	2	1.4851	0.4759
5	AT	2	9.2601*	0.0098	2	AO	2	1.4708	0.4793
5	AO	2	9.1167*	0.0105	2	LP	2	1.3479	0.5097
1	R	2	9.0669*	0.0107	5	AP	2	1.3396	0.5118
1	AO	2	7.9584*	0.0187	4	LP	2	1.2974	0.5227
5	LC	2	7.7215*	0.0211	4	R	2	1.2559	0.5337
1	LP	2	7.5445*	0.023	6	OI	2	1.2454	0.5365
3	R	2	6.6924*	0.0352	2	LC	2	1.2369	0.5388
2	OE	2	6.5047*	0.0387	4	AP	2	1.1582	0.5604
1	OE	2	5.1027	0.078	6	OE	2	1.1174	0.5719
3	OI	2	4.9405	0.0846	4	OE	2	0.9407	0.6248
4	AO	2	4.8446	0.0887	5	LP	2	0.932	0.6275
3	AC	2	4.6199	0.0993	2	OI	2	0.8414	0.6566
1	AT	2	4.4798	0.1065	1	AP	2	0.7707	0.6802
1	AC	2	4.2923	0.1169	1	PO	2	0.755	0.6856
6	AT	2	3.691	0.1579	6	LT	2	0.751	0.6869
3	LC	2	3.4146	0.1814	2	LT	2	0.7441	0.6893
4	AT	2	3.243	0.1976	3	AO	2	0.7151	0.6994
2	R	2	3.2124	0.2006	2	AT	2	0.7002	0.7046
6	LC	2	3.0042	0.2227	4	OI	2	0.6128	0.7361
1	OI	2	3.0029	0.2228	5	R	2	0.606	0.7386
4	LC	2	2.7715	0.2501	3	PO	2	0.5845	0.7466
2	AP	2	2.628	0.2687	6	LP	2	0.5538	0.7581
3	AP	2	2.5935	0.2734	2	AC	2	0.4786	0.7872
1	LT	2	2.5805	0.2752	3	AT	2	0.4712	0.7901
4	PO	2	2.5518	0.2792	5	OE	2	0.4436	0.8011
6	AC	2	2.5094	0.2852	4	AC	2	0.3995	0.8189
6	AO	2	2.2793	0.3199	6	AP	2	0.3898	0.8229
5	AC	2	2.2242	0.3289	6	R	2	0.2353	0.889
4	LT	2	2.0987	0.3502	6	PO	2	0.1878	0.9104
3	LT	2	1.9483	0.3775	5	PO	2	0.1459	0.9296
3	OE	2	1.6031	0.4486	5	OI	2	0.0193	0.9904

Tabla 4. Valores de la pendiente (β) obtenido del ajuste de Regresión de tipo II para obtener la alometría ontogenética de *Dipetalogaster maxima*.

	Regresión tipo II (em)			
	Intercepto	β	IC inf.	IC sup.
Largo total (LT) $\times$ Distancia postocular excluyendo el cuello (PO)	-1.701	0.403	0.381	0.425
Largo total (LT) $\times$ Distancia anteocular (AO)	-0.774	0.630	0.613	0.647
Largo total (LT) $\times$ Largo de cabeza (LC)	-0.413	0.637	0.621	0.653
Largo total (LT) $\times$ Largo de probóscide (R)	-0.397	0.668	0.652	0.684
Largo total (LT) $\times$ largo tubérculo antenífero (AT)	-1.553	0.673	0.650	0.697
Largo total (LT) $\times$ Distancia interna entre los ojos (OI)	-1.933	0.717	0.695	0.741
Largo total (LT) $\times$ Ancho del anteclypeo (AC)	-3.171	0.765	0.742	0.789
Largo total (LT) $\times$ Distancia externa entre los ojos (OE)	-1.570	0.793	0.777	0.810
Largo total (LT) $\times$ Ancho de pronoto (AP)	-2.109	1.143	1.118	1.168
Largo total (LT) $\times$ Largo de pronoto (LP)	-2.819	1.220	1.192	1.249